

FACULTÉ DE MÉDECINE ET DE PHARMACIE DE LYON
Année scolaire 1926-1927. — N° 75

Nature et Signification
de la zone de jonction myo-neurale
TELOPLASME & TÉLOSOMES

THÈSE

PRÉSENTÉE

A LA FACULTÉ DE MÉDECINE ET DE PHARMACIE DE LYON

Et soutenue publiquement le 6 avril 1927

POUR OBTENIR LE GRADE DE DOCTEUR EN MÉDECINE

par

René GÉNIEYS

Né le 2 juin 1892, à Baixas (Pyrénées Orientales)

Ancien Préparateur d'Anatomie à la Faculté de Médecine de Lyon

Ancien Externe des Hôpitaux de Lyon et de Paris

*Lauréat de la Faculté des Sciences
et de la Faculté de Médecine de Toulouse*



Imprimerie de Trévoux

G. PATISSIER

1927

NATURE ET SIGNIFICATION
DE LA ZONE DE JONCTION MYO-NEURALE

TÉLOPLASME ET TÉLOSOMES



Digitized by the Internet Archive
in 2026

FACULTÉ DE MÉDECINE ET DE PHARMACIE DE LYON
Année scolaire 1926-1927. — N° 75

Nature et Signification
de la zone de jonction myo-neurale
TELOPLASME & TÉLOSOMES

THÈSE

PRÉSENTÉE

A LA FACULTÉ DE MÉDECINE ET DE PHARMACIE DE LYON

Et soutenue publiquement le 6 avril 1927

POUR OBTENIR LE GRADE DE DOCTEUR EN MÉDECINE

par

René GÉNIEYS

Né le 2 juin 1892, à Baixas (Pyrénées-Orientales)

Ancien Préparateur d'Anatomie à la Faculté de Médecine de Lyon

Ancien Externe des Hôpitaux de Lyon et de Paris

*Lauréat de la Faculté des Sciences
et de la Faculté de Médecine de Toulouse*



Imprimerie de Trévoux

—
G. PATISSIER

—
1927

PERSONNEL DE LA FACULTÉ

Doyen honoraire.....	M. HUGOUNENQ.
Doyen.....	M. J. LEPINE.
Assesseur.....	ROLLET

Professeurs honoraires

MM. AUGAGNEUR, CAZENEUVE, ROQUE.
FLORENCE (A.).

Professeurs

Cliniques médicales.....	}	BARD.
Cliniques chirurgicales.....		PIC.
Clinique obstétricale et accouchements.....	}	TIXIER.
Clinique ophtalmologique.....		BERARD.
Clinique des maladies cutanées et syphilitiques.....		X.
Clinique neurologique et psychiatrique.....		ROLLET.
Clinique des maladies des enfants.....		NICOLAS.
Clinique des maladies des femmes.....		LEPINE (J.).
Clinique d'oto-rhino-laryngologie.....		MOURIQUAND.
Clinique des maladies des voies urinaires.....		VILLARD.
Clinique chirurgicale, infantile et orthopédie.....		LANNOIS.
Physique biologique, radiologie et physiothérapie.....		ROCHET.
Chimie biologique et médicale.....		NOVE-JOSSERANT.
Chimie organique et toxicologie.....		CLUZET.
Matière médicale et botanique.....		HUGOUNENQ.
Parasitologie et Histoire naturelle médicale.....		MOREL.
Anatomie.....		BRETIN.
Histologie.....		GUIART.
Physiologie.....		LATARJET.
Pathologie interne.....		POLICARD.
Pathologie et thérapeutique générales.....		BOYON.
Anatomie pathologique.....		COLLET.
Chirurgie opératoire.....		CADE.
Médecine expérimentale et comparée et bactériologie.....		PAVIOT.
Médecine légale.....		PATEL.
Hygiène.....		ARLOING (F.).
Thérapeutique, hydrologie et climatologie.....		ETIENNE MARTIN.
Pharmacie.....		COURMONT (P.).
		SAVY
		LEULIER.

Professeurs titulaires sans chaire

Chargé d'un cours de	Pathologie externe.....	VALLAS.
—	Propédeutique de gynécologie.....	CONDAMIN.
—	Chimie minérale.....	BARRAL.
—	Urologie.....	GAYET.

Chargés de cours complémentaires

Anatomie topographique.....	THÉVENOT (Léon).
Puériculture et hygiène de la première enfance.....	RHENTER.
Chirurgie expérimentale.....	TAVERNIER.
Stomatologie.....	TELLIER.

Agrégés

MM.	MM.	MM.	MM.
GARIN.	ROUBIER.	DUNET.	DUFOUT.
TRILLAT.	FAVRE.	CHALIER (André).	DUMAS.
SARVONAT.	BONNET.	CHALIER (Joseph).	GABRIELLE.
FLORENCE (G.)	RHENTER.	NOEL.	MANCEAU.
ROCHAIX.	MAZEL.	CHEVALLIER.	MARTIN (Joseph).
CORDIER (V.)	SANTY.	DEVIC.	ROCHET (Ph.).
			WERTHEIMER.

M. BAYLE, secrétaire.

EXAMINATEURS DE LA THÈSE

MM. POLICARD, Président ; LATARJET, Assesseur ;
M. ROCHAIX et M. NOEL, Agrégés.



La Faculté de médecine de Lyon déclare que les opinions émises dans les dissertations qui lui sont présentées doivent être considérées comme propres à leurs auteurs, et qu'elle n'entend leur donner ni improbation ni approbation.

A MA FEMME

A MES PARENTS

A LÉON WERTH

A ROBERT NOEL
PROFESSEUR AGRÉGÉ D'HISTOLOGIE
A LA FACULTÉ DE MÉDECINE DE LYON

AU DOCTEUR PAUL CARTON

*En témoignage de profonde
reconnaissance.*

*En adhésion admirative au
redressement spiritualiste et natu-
riste, qu'il a imprimé à la
pratique médicale.*

*En hommage à ses conceptions
synthétiques, à la fois tradition-
nelles et expérimentales.*

A LA MÉMOIRE DU PROFESSEUR JULES COURMONT
ET A MADAME M. JULES COURMONT

A LA MÉMOIRE DU DOCTEUR ANDRÉ CHEVELLE
A ELISABETH CHEVELLE
ET EN SOUVENIR DU GROUPE BIENVEILLANT
DE VERNET-LES-BAINS.

A BERTHOLD MAHN

*En témoignage de très haute
estime et d'affectueux attachement.*

A WILLY ET HAN WEZELAAR

A LA MÉMOIRE DU PROFESSEUR TESTUT

A MONSIEUR LE PROFESSEUR LATARJET

A MONSIEUR LE PROFESSEUR POLICARD

A MONSIEUR LE PROFESSEUR AGRÉGÉ ROCHAIX

A MONSIEUR LE PROFESSEUR TIXIER

A MONSIEUR LE PROFESSEUR LÉPINE

A A. P.

INTRODUCTION

La plaque motrice est la formation histologique édiflée par la terminaison du nerf moteur dans le muscle. Deux éléments essentiels la constituent donc :

- 1) L'arborisation terminale de la fibre nerveuse ;
- 2) Le milieu où cette arborisation irradie : la sole granuleuse, dont la nature sarcoplasmique est généralement admise.

L'étude de ces deux éléments a été jusqu'ici inégalement poussée. Tandis qu'elle aboutissait pour le premier à détailler abondamment les modes infiniment variés de l'épanouissement de l'axone, elle ne menait l'analyse morphologique de la sole guère au delà du stade où l'avaient laissée, en 1840, les travaux de DOYÈRE sur le « monticule granuleux » des Tardigrades et, en 1862, ceux de ROUGET, sur la « substance granuleuse » des muscles du Lézard. La sole restait le district de la fibre musculaire que le nerf moteur, pour s'y terminer, lotit dans le terrain sarcoplasmique.

Le premier, BOEKE, continuant d'utiliser les techniques d'étude du système nerveux, les appliqua à l'analyse de la sole et y décrivit un dispositif structural particulier : le *réseau pérterminal*.

L'attention était ainsi ramenée sur la zone granuleuse, topographiquement intermédiaire entre nerf et muscle, et que déjà RENAUT, dans son *Traité d'Histologie*, signalait comme « douée d'une fonctionnalité probablement très spéciale ». A leur tour, les Physiologistes, soulevant par leurs travaux sur les jonctions cyto-neurales le problème de la localisation de la fonction synaptique, allaient orienter vers cette zone intermédiaire de nouvelles recherches histologiques.

On sait que les Physiologistes ont été amenés à admettre l'existence au point de transition entre le nerf et le muscle « d'une *substance réceptive* » qui est extrêmement et électivement sensible à l'action de quelques hormones (adrénaline) et à des poisons déterminés (acétylcholine) mais qui, lors d'une section du nerf afférent auquel elle est liée, ne participe pas à la dégénérescence. ELLIOT a désigné cette substance réceptive sous le nom de « jonction myo-neurale », dans le cas des cellules musculaires; BAYLISS, plus généralement sous le nom de « jonction cyto-neurale » dans le cas des muscles et glandes pris ensemble ». (ZWAARDEMAKER, *Arch. Néerl. de Phys. de l'Homme et des Animaux*, X, 1925). Les remarquables travaux radio-physiologiques de ZWAARDEMAKER sur la synapse myo-neurale entre les vaso-moteurs et les muscles des petites artères ont rangé dans la fonction synaptique certains phénomènes nouveaux, que nous n'avons pas à exposer ici : à l'exclusion du nerf d'une part, du muscle d'autre part, le point de jonction entre eux ou synapse y reste le seul siège possible de « l'état variable » étudié par Zwaardemaker ; et

l'intégrité de son fonctionnement y apparaît liée à un minimum de microradioactivité.

Donc trois groupes de résultats expérimentaux, tirés de différents domaines de la physiologie :

- 1) Effets de la section du nerf.
- 2) Action élective d'hormones et de poisons.
- 3) Manifestations micro-radio-physiologiques, convergent pour individualiser l'existence d'une fonction jouant entre l'excitation nerveuse et la réponse musculaire à cette excitation.

Où localiser cette fonction ? Etant donnée l'absence indiscutable de contact direct entre nerf et muscle, étant donné que la liaison réalisée par le « réseau périterminal » n'est probablement que l'image inexacte d'une liaison possible, il ne reste comme intermédiaire directement vérifiable entre eux que la substance granuleuse de la plaque. Charnière topographique évidente, la sole protoplasmique est-elle également, soit par elle-même, soit par un dispositif inclus en elle et non encore découvert, le siège réel de la jonction myo-neurale ? un commutateur, à la fois quantitatif et qualitatif, du courant nerveux ?

Nous nous proposons dans ce travail de demander à l'étude approfondie de la structure cytologique de la sole, sinon une réponse décisive à cette question capitale, du moins la possibilité de serrer de plus près et de mieux préciser les données du problème.

Nous exposerons d'abord les travaux de Boeke sur le réseau périterminal. Nous ferons ensuite connaître les recherches de NOËL sur la topographie et le chondrio-

me de la sole, à l'état normal et dans certaines conditions expérimentales. Dégageant les idées générales de cet ensemble de résultats nouveaux, nous tenterons d'entr'ouvrir quelques perspectives qui pourront éclairer :

1) la nature probable de la sole, aujourd'hui méconnue.

2) son rôle possible dans la fonction synaptique.

CHAPITRE PREMIER

Le réseau périterminal de Boeke.

La sole protoplasmique restait donc jusqu'à ce jour un simple amas de substance granuleuse, dépendance du sarcoplasme et sans structure particulièrement définie. Les travaux de Boeke, y révélant précisément un dispositif textural, ont inauguré son analyse architectonique.

Utilisant les méthodes d'imprégnation argentique et en particulier celles de Bielschowsky, BOEKE a décrit dans la substance protoplasmique, et entourant le feutrage neuro-fibrillaire, une formation réticulée, extrêmement délicate, que l'éminent histologiste hollandais a dénommé « *réseau pérterminal*. » Un système de mailles polygonales, orientées suivant les trois dimensions de l'espace et circonscrivant des champs alvéolaires — donc, une structure en rayons de miel — tel apparaîtrait le réseau.

Le champ des alvéoles serait de nature protoplasmique, les cloisons, de nature fibrillaire. Cette nouvelle formation fibrillaire se rattacherait: d'une part au ré-

seau neurofibrillaire de l'arborisation terminale de l'axone, d'autre part aux myofibrilles, dans les disques anisotropes desquelles il serait possible d'en suivre l'extension. Le pont entre nerf et muscle serait ainsi jeté. Et le réseau pérterminal pourrait être interprété comme le support figuré, au niveau de la jonction myo-neurale, de la « substance réceptive » dont l'existence est postulée par la physiologie pour expliquer, au niveau des jonctions cyto-neurales et inter-neurales, les phénomènes qui caractérisent la fonction synaptique.

La description et les interprétations de BOEKE ont suscité de vives controverses, dont la dernière date de la Réunion Plénière tenue par la Société de Biologie en 1925: DEL RIO HORTEGA, élève de Cajal, dans son rapport sur la plaque motrice, parle du réseau pérterminal comme « d'un détail imaginé par BOEKE, qui a tout le caractère et la signification d'une pseudo-structure interprétée sous un critérium plein de préjugés ». Par contre pour NOËL et tous ceux qui ont pu, par eux-mêmes, dans le Laboratoire d'Utrecht, contrôler à loisir les préparations de BOEKE, les minutieuses descriptions du Savant hollandais sont rigoureusement exactes. Artefact probable, mais artefact *constant*, le réseau pérterminal apparaît sinon la mise en évidence fidèle d'une structure préexistante, du moins l'image déformée d'une réalité qui nous échappait jusqu'ici et sur laquelle l'attention se trouve ainsi fécondement attirée. Quant à l'interprétation, très suggestive, que BOEKE en propose, aucun fait, directement ou indirectement, ne la confirme ni ne l'infirme.

CHAPITRE II

Recherches cytologiques.

Reprenant à son tour le problème, NOËL a délaissé les techniques d'étude du système nerveux. Portant ses investigations sur la cytologie du protoplasme de la sole, il a utilisé les méthodes cytologiques courantes, en particulier la méthode de Regaud (fixation au bichromate-formol) suivie d'une post-chromisation de vingt à vingt-cinq jours dans le bichromate de K à 3 %. Les colorants employés ont été : l'hématoxyline au fer de Heidenhain ou la fuschine acide-bleu de toluidine-aurantia de Küll. Ont été retenus également les résultats que peut fournir l'observation directe, sur coupes à la congélation, après fixation au formol salé. Les muscles de la langue du chat et de quelques autres animaux ont servi de matériel d'étude.

Deux groupes de faits ont été bien mis en évidence ou précisés. Ils concernent :

- 1) la topographie de la plaque motrice : dispositifs conjonctifs et dispositifs vasculaires.
- 2) la constitution intime du protoplasme de la sole, en particulier le chondriome.

I. CLOISONNEMENT CONJONCTIF DE LA SOLE

Soient des préparations traitées d'abord par les méthodes mitochondriales (dont nous donnerons plus loin les résultats), puis par le picro-ponceau pour colorer les édifications conjonctives : les plaques motrices sont vues de profil, coupées perpendiculairement à leur épaisseur et parallèlement à leur grand axe : la gaine de Henle apparaît alors comme une mince pellicule rose ponctuée des noyaux noirs qui y sont inclus. Cette gaine appliquée contre la surface convexe de la plaque opposée à la fibre musculaire, ne s'y étale pas selon une courbe régulière, comme le laisseraient supposer les descriptions classiques, mais selon une succession d'arcades faiblement cintrées et d'ouverture inégale. Du point de jonction de deux arcades, et perpendiculairement à elles, se détache un cloison : cloison principale, d'une épaisseur variable, parfois extrêmement mince. Toutes les cloisons principales, plongeant dans la substance de la sole, paraissent tendre à rejoindre, à la face profonde de la plaque, une hypothétique membrane limitante qui s'interposerait entre les myofibrilles et la sole. Cette membrane intermédiaire n'existe pas : aucune formation histologiquement décelable ne sépare la sole du muscle. Ceci s'explique parfaitement puisque la situation hypolemmale de la plaque est, à l'heure actuelle, indiscutée. Remarquons que, si les cloisons ne s'insèrent sur aucune édification musculaire, elles entrent néanmoins en contact intime avec les myofibrilles, jusqu'à les déprimer en certains points et à creuser là de véritables sillons.

Sur ces cloisons principales, se branchent des cloisons secondaires beaucoup plus fines. La sole se trouve ainsi divisée en nombreuses logettes inégales, qui renferment le protoplasme et son chondriome.

Dans son ensemble, le dispositif conjonctif, appliqué sur la convexité de la plaque motrice, est comparable à une tente très étalée, dont l'orifice circulaire du sommet s'abouche au conduit cylindrique du périnèvre du nerf moteur, et dont l'irrégulière circonférence se fusionne avec le sarcolemme de la fibre musculaire. Les cloisons principales, par leur insertion à la face profonde de la tente, en brident la surface, ainsi inégalement bosselée, et, par le recoupement de leurs cloisons secondaires, en compartimentent l'intérieur. (Voir figure 3.)

2. DISPOSITIF VASCULAIRE

Les capillaires sanguins cheminent parallèlement aux fibres musculaires, dans l'angle dièdre qu'elles ménagent en se juxtaposant; de place en place, des anastomoses transversales, embrassant la fibre, relient ces rameaux parallèles. Au niveau des plaques motrices, un dispositif spécial apparaît.

A ce niveau, le capillaire se bifurque en fourche et c'est dans l'écartement des deux branches que se loge la plaque motrice. Naturellement ce dispositif bifurqué ne se présente typiquement sur une seule coupe que si celle-ci intéresse simultanément les deux branches. Sur les préparations traitées par l'hématoxyline au fer, on identifie facilement les capillaires grâce à leurs hématies

qui ressortent en noir, très déformées, isolées ou fondues en une seule masse.

Le dessin ci-après, reproduisant une préparation riche en plaques motrices, permet de préciser davantage les rapports de la fourche vasculaire et de la plaque. Sont représentées : en I, une sole à plat avec chondriome



FIGURE 1

et noyaux; en 2, la section transversale d'une autre plaque coupée perpendiculairement à son épaisseur et perpendiculairement à la surface de la fibre. Cette préparation particulièrement heureuse permet donc d'étudier en surface et en coupe les rapports réciproques des vaisseaux et des plaques.

Constatons :

- a) la situation épilemmale du capillaire.
- b) le contact très intime qui s'établit cependant entre lui et la surface de la plaque, puisque certaines hématies semblent comme modelées par les noyaux fondamentaux.
- c) Notons enfin que les branches de la fourche ne tendent pas à se rejoindre à nouveau pour investir la plaque d'un anneau vasculaire complet : la bifurcation reste ouverte.

La constance de ce dispositif si particulier ne souligne-t-elle pas, à son tour, l'importance biologique de la zone de jonction myo-neurale ?

3. CONSTITUTION CYTOLOGIQUE DE LA SOLE : LE CHONDRIOME

Dans ces cadres conjonctif et vasculaire se dispose le syncytium de la sole, avec ses deux formations essentielles : Noyaux et Chondriome. Les premiers sont connus depuis RANVIER ; le deuxième a été bien mis en évidence et étudié par R. NOËL.

Les nombreux noyaux, dont l'agglomération repère facilement la plaque motrice sur les coupes, ont été répartis par RANVIER en trois groupes :

1) *Noyaux vaginaux* dépendant de la gaine de Henle, de forme aplatie par l'étalement de la membrane où ils sont inclus.

2) *Noyaux de l'arborisation*, accolés aux parties hautes des ramuscules nerveux terminaux, de forme plus ou moins triangulaire, plus petits que les noyaux fondamentaux et extrêmement sidérophiles. RANVIER les rattachait à la gaine de Schwann : celle-ci engainerait donc les branches de l'axone, du moins sur une partie de leur trajet. La tendance actuelle à admettre comme très probable la nudité de l'arborisation terminale remet en question l'origine et la nature de ces noyaux.

3) *Noyaux fondamentaux*, propres à la sole protoplasmique, de grande taille, ovalaires, renfermant un réseau chromatinien délicat avec un ou deux nucléoles se détachant sur un fond clair et mat.

Exposons maintenant, d'après les recherches de NOËL, la question du chondriome propre à la sole.

Sur des coupes de muscles à l'état normal, c'est-à-dire en dehors de toute condition expérimentale, le chondriome apparaît comme une énorme accumulation de chondriosomes répandus dans toute la sole. Morphologiquement, ces chondriosomes se distinguent des sarcosomes, ou chondriosomes de la fibre musculaire, par deux caractères nets :

1) leur sidérophilie, beaucoup plus intense.

2) leur volume beaucoup plus considérable. Observons à ce sujet que, la longueur des deux catégories d'éléments étant à peu près équivalente, on ne peut soutenir que l'épaisseur moindre des sarcosomes résulte simplement d'une compression exercée latéralement sur eux par les myofibrilles entre lesquelles ils égrènent leurs traînées.

En réalité, ces différences d'aspect et de coloration traduisent une différence fondamentale, qu'éclairera plus fortement la suite de cette étude. Validant les conclusions tirées des indications morphologiques, une triple série convergente d'arguments fournis par l'embryologie, l'histophysiologie et la biologie générale, nous autorisera à poser comme un fait certain la différence de nature qui doit disjoindre désormais la sole et son chondriome du sarcoplasme et des sarcosomes. *La sole n'est pas du sarcoplasme modifié.*

Disons aussi que, dépassant cette certitude négative, nous tenterons de spécifier la nature probable de la sole et que nous la rattacherons à la névroglie périphérique (NAGEOTTE) du nerf moteur. Notre conception contredit

ainsi formellement la conception classique. *Nous détachons la sole du muscle pour la rendre au nerf*; nous l'envisagerons comme le dépôt terminal, entre les ramuscules de l'axone, de la névroglie périphérique plus ou moins modifiée.

Nous n'avons anticipé sur nos conclusions que pour justifier dès maintenant la terminologie nouvelle dont nous allons user. D'accord avec NOËL, nous proposons de dénommer le protoplasme de la sole : *téloplasme*; et les chondriosomes de la sole : *télosomes*. Ces mots présentent le double avantage de condenser en un seul terme des désignations analytiques, et, en connotant le caractère terminal de la sole, de mettre fin à l'erreur de sa conception sarcoplasmique. Cette simplification et cette plus exacte adéquation du langage suffiront pour nous défendre contre le reproche d'une création toute gratuite de termes nouveaux.

Nous étudierons les télosomes: d'abord sur une plaque motrice vue de champ, ensuite sur une plaque motrice coupée perpendiculairement à son épaisseur et parallèlement à son grand axe.

A) *Sur une plaque motrice vue de champ*. — Les télosomes, cernant complètement les noyaux fondamentaux, s'accumulent dans la totalité de l'aire téloplasmiq. On peut en distinguer trois catégories :

1) les *mitochondries granuleuses*, très peu abondantes.

2) les *chondriocontes*, en général plus épais et assez courts. Parfois plus longs et plus grêles, leur aspect n'est cependant jamais superposable à celui des sarcosomes (fig. 2).

3) des *formes modifiées*, d'aspect variable : des chondriocontes, renflés à une extrémité, dessinent des mas-



FIGURE 2

sues ; d'autres éléments, plus volumineux, s'arrondissent en mottes au contour parfois anguleux.

B) *Sur des plaques motrices coupées perpendiculairement à leur surface.* — On retrouve les trois catégories de télosomes, serrés les uns contre les autres et criblant tout l'espace compris entre la tente conjonctive de la gaine de Henle et les myofibrilles, jusqu'aux confins extrêmes de la plaque (fig. 3).

Noël a insisté sur le fait suivant : un même muscle, prélevé sur un animal n'ayant fait l'objet d'aucune expérimentation, présentera des plaques motrices ne renfermant que des chondriocontes, — d'autres plaques renfermant un mélange de chondriocontes, de grosses granulations et de formes massuées, — un troisième groupe enfin où n'apparaissent que de petites mottes arrondies,

à l'exclusion de tout chondrioconte. Dans certains cas, la même plaque possède bâtonnets, formes de transition et granulations. En somme, à l'état normal, il y a mélange en proportions variables des différents aspects du chondriome.

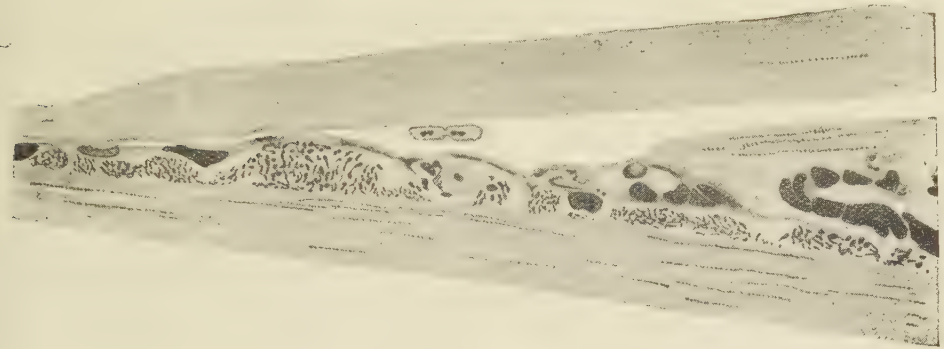


FIGURE 3

Comment interpréter ces données morphologiques ? Ecartons d'abord l'objection qui ramènerait les formes modifiées à des artefacts dus à une fixation défectueuse et à un début d'autolyse : la seule présence, à côté d'elles, de télosomes parfaitement fixés dans leur forme normale est une réfutation suffisante. La variabilité des formes du chondriome, soit dans des plaques différentes d'un même muscle, soit dans la même plaque, témoigne très vraisemblablement, en concordance avec les conclusions analogues fournies par l'expérimentation sur le chondriome d'autres organes (foie), des variances de ses états fonctionnels : des groupes de télosomes sont actifs, pendant que les groupes voisins se reposent. Cette alternance de l'activité des éléments assure à l'organe une

disponibilité fonctionnelle théoriquement permanente. Rattachable plus hautement à une loi biologique fondamentale, elle manifeste dans la vie mitochondriale cette cadence à deux temps de fonctionnement et de repos, de dépensé et de restauration, qui rythme toute démarche vivante.

Tous les points d'une même plaque motrice ne se trouvent donc pas au même stade fonctionnel. Cette inégalité dans l'activité des télosomes se répartit-elle irrégulièrement dans le téloplasme ou s'ordonne-t-elle selon la distribution topographique de la sole ? Nous avons pu constater parfois que certaines logettes conjonctives ne renfermaient qu'une seule catégorie morphologique de télosomes : des chondriocontes par exemple, tandis que les logettes voisines ne présentaient qu'un chondriome en petites mottes. Il serait prématuré de tirer de ces quelques constatations des conclusions générales.

Terminons en faisant remarquer que, si on utilise les techniques mitochondriales sur des pièces fixées par des moyens non spécifiques ou sur des pièces fixées trop tardivement, le chondriome n'existe plus. Il est remplacé par un ensemble de granulations irrégulières que l'hématoxyline ou la fuschine acide colorent mal. Ce sont les granulations remarquées depuis longtemps par les auteurs qui valurent au téloplasme son nom classique de substance granuleuse : elles correspondent en réalité aux télosomes autolysés ou altérés par les fixateurs.

CHAPITRE III

Recherches expérimentales.

Cette activité du chondriome, dont l'examen cytologique normal nous révèle l'existence et le caractère alternant, nous allons demander à l'expérimentation de nous en préciser la signification par la mise en évidence des variations connexes du chondriome et des autres éléments de la fibre musculaire. C'est à l'électricité que NOËL a demandé de créer ces variations. L'action électrique a été utilisée selon les trois modes suivants :

- 1) Excitation directe du nerf dénudé.
- 2) Electrocuton de l'animal.
- 3) Passage du courant à travers le système nerf-sole-muscle.

I. EXCITATION ÉLECTRIQUE DU NERF

Les résultats qui suivent sont rangés par ordre d'excitation d'intensité décroissante.

1° *Expérience.* — Il a été utilisé d'abord un courant faradique maximum (chariot de DU BOIS REYMOND) créant une excitation, pendant huit minutes, de l'hypoglosse dénudé, de

façon à obtenir d'emblée les plus fortes variations morphologiques des télosomes. L'examen des préparations donne les résultats suivants :

1°). Télosomes. Certaines plaques paraissent *complètement déshabitées* de leur contenu mitochondrial. Le réseau de la gaine de HENLE, circonscrivant les logettes vides se dessine très nettement. Les noyaux fondamentaux ont conservé leur aspect. Se voient également quelques très fins grumeaux qui ne prennent pas l'hématoxyline. Il nous a été possible de suivre sur des coupes en série une des plaques deshabitées : l'on ne retrouve nulle part de télosomes sidérophiles, mais seulement de loin en loin de petites granulations très fines que l'éosine teinte faiblement et qui correspondent peut-être à ce qui reste du chondriome normal.

2°). Sarcosomes. Ont également entièrement disparu.

3°). Myofibrilles. Les disques Q sont très fortement sidérophiles. (Remarquons que les myofibrilles apparaissent à des stades différents de contraction, et cela dans la même fibre).

A coté des plaques entièrement deshabitées, il en existe d'autres dans lesquelles on retrouve un chondriome dont certaines granulations sont encore sidérophiles, tandis qu'à côté d'elles on voit des granulations mal délimitées teintées par l'éosine. Dans certaines plaques, les télosomes sont mieux conservés sans toutefois offrir l'aspect des télosomes normaux : à noter que les fibres qui dépendent de ces plaques, présentent alors des sarcosomes plus ou moins nettement visibles et les disques Q moins fortement sidérophiles que dans les cas de plaques deshabitées.

2^e Expérience. — Excitation moyenne pendant dix minutes, avec chariot de DU BOIS REYMOND, sur le nerf hypoglosse dénudé. (Pendant l'expérience, ischémie de la moitié de la langue correspondant au côté excité).

1). Télosomes. Moins abondants que normalement. En motes assez volumineuses, arrondies ou fusiformes ; les plus grosses sont seules sidérophiles, les autres ont perdu leur sidérophilie.

2). Sarcosomes. Nettement visibles.

3) Disques Q. Non colorés.

3^e *expérience*. — Excitation électrique maxima avec le chariot de DU BOIS-REYMOND pendant deux minutes et demi, les deux électrodes sur le nerf dénudé.

1). Télosomes. Nettement visibles. Sous la forme soit de filaments assez grêles, soit de mottes de dimensions variables. Sidérophilie nette.

2) Sarcosomes. Visibles seulement sur certains points.

3) Disques Q. Non colorés.

4^e *expérience*. — Excitation électrique par courant galvanique appliqué à l'aide de deux électrodes impolarisables de d'ARSONVAL ; les deux électrodes sur le nerf. Durée du passage : 5 minutes pendant lesquelles on a fait quinze ouvertures et fermetures qui chacune ont provoqué la contraction.

1) Télosomes : Nettement visibles ; en mottes assez volumineuses.

2) Sarcosomes : Très nets.

3) Disques Q : non colorés.

2. ÉLECTROCUTION

Les résultats fournis par les préparations des quatre animaux (chats) électrocutés peuvent être ainsi groupés.

1) Télosomes. Toujours très nettement visibles, très sidérophiles. Presque toujours, sous forme de très grosses granulations et même de mottes ; quelquefois sous forme de batonnets.

2) Sarcosomes. Parfois très visibles ; en batonnets trapus ou vaguement arrondis ; très sidérophiles ou au contraire difficilement identifiables et très peu colorés.

3) Disques Q : jamais colorés.

3. PASSAGE DU COURANT GALVANIQUE

Electrode négative sur le nerf, électrode positive sur la langue. Electrodes impolarisables. Durée du passage : 5 minutes ; toutes les trentes secondes, ouverture et fermeture qui provoquent la contraction.

1) Télosomes. Très abondants, en mottes de dimensions moyennes.

2) Sarcosomes. Très nets.

3) Disques Q. Non colorés.

INTERPRÉTATION DES RÉSULTATS

De ces résultats établis par NOËL, nous proposerons l'interprétation suivante : l'excitation la plus intense, qui a été mise en jeu dans la première expérience, a fait disparaître à la fois les télosomes et les sarcosomes, et exagéré, au contraire, la visibilité et la coloration des disques anisotropes. Cet aspect représente donc le négatif de l'état normal, caractérisé par : la très nette visibilité et la sidérophilie intense des télosomes, — à un degré moindre, des sarcosomes, — et la non coloration des disques Q à peu près invisibles. Entre ces deux extrêmes, les états intermédiaires que nous fournissent les résultats des excitations moyennes semblent montrer que, tandis que les disques Q restent invisibles encore, le chondriome de la sole et le chondriome de la fibre musculaire varient en sens inverse l'un de l'autre. En somme, il y aurait lieu d'étendre à trois facteurs : télosomes, sarcosomes et disques Q les observations de

Holmgren sur le balancement de colorabilité des sarcosomes et des disques Q pendant la contraction musculaire. Le transfert supposé de substance que révélerait le transfert apparent de colorabilité, comprendrait trois étapes au lieu de deux : parti du chondriome de la sole, il n'aboutirait à la myofibrille qu'en utilisant le relai sarcosomique.

En réalité, HOLMGREN et son élève THULIN ont bien décrit la première étape, mais en commettant sur son siège une erreur d'interprétation qu'a dénoncée et réfutée NOËL. THULIN a décrit dans les interstices des fibres musculaires des cellules chargées de granulations mitochondriales analogues aux sarcosomes, et dont le rôle serait d'élaborer la substance qui imprègne ces sarcosomes ; d'où le nom de « sarcosomocytes ». NOËL a montré que les soi-disant sarcosomocytes n'étaient que des zones de la sole avec noyaux fondamentaux que le hasard des coupes retranche de la plaque, et leurs granulations, des éléments du chondriome propres à la sole.

Ces trois étapes se succèdent-elles réellement et immuablement dans cet ordre ? Un fait nous paraît incontestable : le balancement entre les télosomes et les sarcosomes d'une part, les disques Q de l'autre, dont les aspects varient en sens inverse.

La première modification qu'apporte une excitation semble bien cependant se localiser sur les télosomes avant de toucher les sarcosomes. Nous reviendrons plus loin sur ce fait. Sous l'influence d'un courant qui croît d'intensité, on constate les transformations successives suivantes des télosomes :

1) Disparition presque complète des formes granuleuses, réduction considérable des chondriocentes et prédominance correspondante des grosses mottes sidérophiles.

2) Les télosomes perdent leur sidérophilie et deviennent naturellement moins visibles.

3) Le chondriome disparaît.

Quant aux sarcosomes et disques Q, les variations de coloration s'accompagnent aussi de variations de forme, mais moins marquées. C'est ainsi que, pour une excitation assez forte, les sarcosomes semblent augmenter d'épaisseur en même temps qu'ils deviennent plus visibles.

Les résultats histo-physiologiques que nous venons de consigner apportent en faveur de notre thèse de la différence entre les deux chondriomes du téloplasma et du sarcoplasma deux nouvelles présomptions :

1) La réaction des télosomes à l'excitation électrique précède celle des sarcosomes.

2) Les télosomes réagissent par des modifications morphologiques bien spéciales : changement complet d'aspect, en particulier apparition de grosses mottes très sidérophiles. Tandis qu'on ne peut observer sur les sarcosomes que de légères variations de leur épaisseur sans que leur forme en bâtonnet soit essentiellement modifiée.

La portée de ces deux arguments pourrait être atténuée par les deux objections suivantes :

1) Les télosomes peuvent bien être un premier relai dans la transmission de l'excitation sans que cette antécédence témoigne de leur individualité. Logiquement, l'objection reste valable, mais de portée négative.

2) Les transformations plus variées des télosomes témoignent seulement de la laxité du milieu syncytial où ils baignent et qui ne gêne pas leur évolution. Les sarcosomes, au contraire, sont insérés dans les interstices des myofibrilles, et leur forme, comprimée par les parois de ces interstices, ne peut varier que dans d'étroites limites.

Nous reconnaissons que cette interprétation de la différence des variations entre les deux chondriomes paraît, considérée isolément, aussi valable que celle à laquelle nous restons attaché ; mais cette dernière a l'avantage de s'accorder avec les autres résultats de notre analyse.

HOLMGREN a supposé que le déplacement de la colorabilité témoignait d'un transfert de substance du chondrome à la myofibrille. En réalité, il est impossible de certifier s'il s'agit d'une mutation matérielle ou d'un déplacement de potentiel. On ne peut affirmer que l'existence entre les trois organites sidérophiles d'un système de relations métaphoriquement comparable à celui des vases communicants, mais polarisé seulement dans la direction télosome-sarcosome-myofibrille, non réversible, où les « niveaux » de colorabilité varient en raison inverse les uns des autres.

Pour notre part cependant, nous inclinerions vers l'hypothèse d'un transfert d'énergie, qui s'accorde mieux avec la tendance de plus en plus accusée d'expliquer par des lois physiques les phénomènes de la contraction musculaire. L'objection que GUTHERZ a faite à la théorie de HOLMGREN, à savoir comment des échanges substan-

tiels si complexes pourraient se dérouler dans un temps parfois extraordinairement court, cette objection rend notre hypothèse encore plus plausible.

Nous insisterons maintenant sur une question particulièrement intéressante. On sait que, dans la contraction d'un muscle, l'activité de toutes ses fibres n'est pas nécessairement simultanée.

Ce fait se trouve mis en pleine lumière par le cas de muscles à innervation double, le gastrocnémien de la grenouille par exemple. SAMALJOFF a montré que les deux racines du sciatique (8 et 9^e racines spinales) qui l'innervent sont en rapport avec deux parties différentes du muscle. La contraction d'ensemble du muscle peut n'être due qu'à la mise en jeu d'un territoire de fibres tandis que l'autre se repose. N'est-il pas vraisemblable qu'à l'intérieur de chaque fibre, la participation de toutes les myofibrilles à sa contraction ne soit également pas simultanée ? A cet argument purement analogique, nous ajouterons les constatations suivantes :

Dans notre première observation d'excitation électrique par un courant maximum, nous avons déjà noté que les myofibrilles de la même fibre observée se trouvaient à des stades différents de contraction. S'agit-il là seulement d'une dissociation de la synergie myofibrillaire par une excitation exagérée ? Nous inclinerions plutôt à penser que cette inégalité dans les stades de la contraction myofibrillaire est une nouvelle illustration de cette alternance fonctionnelle déjà suggérée par l'étude des télosomes.

Nous aurions dès lors le droit d'admettre qu'une étroite solidarité unit, dans la même fibre, les groupes

actifs de télosomes et les groupes actifs de myofibrilles, ainsi que leurs groupes au repos. Le synchronisme entre le fonctionnement du chondriome et celui des myofibrilles serait ainsi directement saisi.

Sans peser sur l'idée d'une trop rigoureuse répartition du chondriome selon le compartimentage même de la sole en logettes conjonctives (idée que nous avons déjà soulevée), nous croyons cependant que la distribution des télosomes en groupements, les uns actifs, les autres au repos, et correspondant chacun à un groupe de myofibrilles synergiques, obéit à un ordre encore insoupçonné.

L'observateur pourrait, en somme, utiliser l'aspect du téloplasme comme un tableau de signalisation renseignant sur les zones d'activité de la fibre musculaire.

CHAPITRE IV

Considérations générales.

Des analyses précédentes, nous avons dégagé deux ordres principaux de conclusions concernant :

- 1) La distinction entre les télosomes et les sarcosomes, par suite entre le téloplasma et le sarcoplasma.
- 2) Le fonctionnement du chondriome de la sole, et son intervention dans les phénomènes de la contraction musculaire.

Nous allons maintenant, avec NOËL, affermir ces conclusions en ajoutant aux résultats acquis les arguments de fait ou d'analogie que nous fournissent diverses sciences biologiques.

I. NATURE SPÉCIALE DE LA SOLE

Théoriquement, trois solutions sont possibles :

- a) La sole est une individualité morphologique, indépendante aussi bien du nerf que du muscle.

b) Elle est une dépendance du sarcoplasme (théorie classique).

c) Elle est une dépendance du nerf moteur.

La première conception reste, à l'heure actuelle, une pure possibilité théorique.

Nous avons donc à confronter la conception sarcoplasmique classique et la conception nerveuse. Tous les arguments que nous allons développer et dont certains nous sont déjà connus tendent à confirmer la seconde.

1°) ARGUMENTS MORPHOLOGIQUES. — *Noyaux de la sole*. De leurs trois groupes, l'un est rattachable à la gaine de Henle; l'autre, noyaux de l'arborisation, s'apparenterait plutôt aux noyaux de la gaine de Schwann qu'à ceux du sarcoplasme. RANVIER les avait d'ailleurs nettement rattachés à la gaine. Le troisième groupe, noyaux fondamentaux, est indiscutablement propre à la sole.

Chondriome. Nous avons vu que les formes et la sidérophilie des télosomes les différenciaient déjà des sarcosomes. Par contre, les télosomes se rapprochent beaucoup des gliosomes, tels que les ont décrits différents auteurs, en particulier R. COLLIN.

2°) ARGUMENTS HISTO-PHYSIOLOGIQUES. — Nos expériences à l'aide de l'électricité confirment notre hypothèse d'une différence entre télosomes et sarcosomes. Nous avons enregistré notamment ce fait capital qu'une excitation électrique prolongée peut diminuer le nombre des télosomes et leur sidérophilie et respecter les sarcosomes.

3°) ARGUMENTS HISTOGÉNÉTIQUES. — Ils nous sont fournis par l'étude d'IWANAGA, dont nous extrayons les passages suivants :

a) *Au sujet de la formation des terminaisons motrices.*
« Les cellules qui se forment dans les environs des points de ramification des fibres nerveuses sont exclusivement des cellules de Schwann. L'hypothèse classique de l'accumulation préparatoire des noyaux des fibres musculaires n'a jamais été confirmée par des constatations certaines. »

b) *Développement ultérieur des terminaisons motrices.*
D'après IWANAGA, l'organisation de leur structure s'accomplit ainsi :

1^{er} stade: Multiplication des cellules de Schwann ;

2^e stade. Apparition de la substance du stroma, accompagnée d'une diminution simultanée des cellules de Schwann;

3^e stade: Apparition du télolemme.

4°) ANALOGIE PHYSIOLOGIQUE. — Terminaison nerveuse et myofibrilles n'ont pas de contact direct. L'expérimentation nous a permis d'entrevoir que le téloplasme et son chondriome jouaient un rôle certainement important dans la transmission, sinon dans la transformation, de l'influx nerveux. Mais peut-on raisonnablement attribuer cette fonction de transmission ou de transformation éventuelle à une dépendance sarcoplasmique banale, alors que partout ailleurs elle utilise des éléments hautement différenciés ?

5°) ARGUMENTS DE BIOLOGIE GÉNÉRALE. — Ils seront différents, quoique de signification convergente, selon que nous adopterons ou non l'hypothèse de la nudité de la terminaison nerveuse motrice.

a) Admettons d'abord cette hypothèse, actuellement en faveur. On sait que NAGEOTTE, dans sa séduisante théorie

de la « névroglie périphérique », envisage la gaine de Schwann comme d'origine ectodermique. La myéline n'est qu'une gigantesque mitochondrie composée, rattachable, non plus à la gaine de Schwann, mais au neurite lui-même, « dont elle constitue la couche externe, différenciée et préposée à des fonctions spéciales ». « La gaine de Schwann établit une frontière précise entre la substance de la névroglie périphérique et les tissus mésodermiques qui l'entourent. *Le neurite n'est nulle part en contact avec le tissu mésodermique.* »

Si l'on conçoit le téloplasme comme un simple district du sarcoplasme, la terminaison nerveuse, dénudée, s'y trouverait en contact direct avec un tissu d'origine mésodermique. Nous estimons qu'il y a là une très sérieuse objection d'anatomie générale à la théorie sarcoplasmique de la sole.

Ceci nous inclinerait déjà à envisager le téloplasme comme une dépendance de la névroglie périphérique ou de la myéline, permettant à l'axone de s'y épanouir. Si, comme le remarque NAGEOTTE, la névroglie disparaît complètement quand il s'agit d'une terminaison nerveuse dans un épithélium, si dans ce cas les gaines cessent au niveau de la basale, c'est qu'alors les neurites, ainsi dénudés, sont rentrés dans l'ectoderme, leur feuillet d'origine : ce sont les cellules épithéliales qui leur tiennent lieu de névroglie. Il semble, en effet, d'une façon générale, qu'une « sole » s'intercale toujours entre les terminaisons nerveuses et le milieu mésodermique. Les recherches récentes de LAWRENTJEW viennent de mettre en évidence cet élément intermédiaire au niveau des corpuscules de Grandry.

b) Plaçons-nous maintenant dans l'hypothèse que l'arborisation terminale reste enfermée dans sa gaine de Schwann, qu'elle entraîne dans ses divisions. Puisque la gaine de Henle et la gaine de Schwann accompagnent l'épanouissement de l'axone, pourquoi la gaine de myéline s'interromprait-elle seule ? Aucune raison apparente n'explique sa cessation brusque à la naissance de l'arborisation terminale. Aucune..., sinon l'hypothèse que sa substance aurait émigré vers les extrémités de l'arborisation pour participer à la constitution du téloplasme ? Cette hypothèse se justifierait par les arguments suivants :

1) Le chondriome du téloplasme est presque identique à celui de la myéline (voir plus haut arguments morphologiques).

2) Le point de cessation de la myéline du nerf n'est pas assimilable à un étranglement annulaire de Ranvier: il n'est pas le dernier étranglement du nerf. La myéline y cesse selon un aspect très spécial, (sur lequel insistait RENAUT) *en sifflet*, comparable plutôt à une irrégulière ligne oblique de rupture, survenue dans la continuité du tube myélinique. On peut supposer que la gaine de Schwann, à partir de ce niveau, aurait en quelque sorte été vidée de sa charge myélinique, et que celle-ci se serait déposée et répandue autour de l'arborisation nerveuse. Elle s'y serait modifiée par adaptation à sa nouvelle fonctionnalité.

Tels sont les arguments qui nous paraissent favorables à notre conception de la nature myélinique, ou névroglique du téloplasme. On peut élever contre elle quelques objections :

1) Les réactions colorantes du téloplasme ne sont pas celles de la myéline. En particulier l'acide osmique ne le colore pas.

2) Le téloplasme ne dégénère pas après section du nerf.

Nous répèterons donc que nous envisageons le téloplasme comme constitué par une substance spéciale, dérivée de la myéline ou de la gaine de Schwann (névroglie périphérique de NAGEOTTE).

Cette conception nerveuse du téloplasme nous ramène d'ailleurs aux idées des premiers observateurs de la sole, qu'ils considéraient aussi comme de nature nerveuse, mais rattachable spécialement au cylindraxe. Ainsi pour ROUGET, la masse granuleuse était constituée essentiellement par le cylindraxe renflé à son extrémité.

2. ROLE DU TÉLOPLASME ET DES TÉLOSOMES

Le dispositif vasculaire spécial à la plaque motrice laissait déjà soupçonner sa grande importance fonctionnelle. Celle-ci nous a été confirmée par les résultats expérimentaux obtenus par l'excitation électrique. Nous croyons avoir établi ou suggéré les conclusions suivantes :

1). *Participation du téloplasme et des télosomes au fonctionnement de la fibre musculaire.* Les télosomes paraissent être le premier relai du transfert d'énergie qui aboutit aux myofibrilles par l'intermédiaire des sarcomes. ,

2) *Caractère alternant du fonctionnement des télosomes.*

3) *Solidarité qui joint cette alternance fonctionnelle du chondriome téloplasmique à une alternance synchrone de myofibrilles synergiques.*

Il semble donc bien que le fonctionnement du téloméplasma s'intercale dans la séquence neuro-musculaire. Sans qu'il soit possible d'identifier ce fonctionnement téloméplasmique et la fonction synaptique qui joue entre l'excitation nerveuse et la réaction musculaire, il nous paraît cependant justifié de rapprocher ces deux activités intermédiaires. Le support cytologique de l'une, c'est-à-dire les télomes, pourrait conditionner, en partie du moins, les manifestations de l'autre.

Peut-on serrer de plus près la signification de l'activité téloméplasmique ? C'est tout le problème de la vie mitochondriale que nous poserions ainsi. Les télomes élaborent-ils des substances albuminoïdes, des plastes ? Sont-ils des condensateurs et des transmetteurs d'énergie ? Nous avons déjà incliné vers l'hypothèse d'une fonction physique prédominante, sans que soit nécessairement exclue la concomitance possible d'une fonction chimique.

Dans la mesure où l'activité mitochondriale non seulement témoigne sur le fonctionnement cellulaire, mais aussi y participe, la plaque motrice nous apparaîtrait, avec les accumulateurs inégalement chargés de son chondriome, comme un « central » télékinétique de la fibre musculaire, actionné par le nerf moteur, et commandant, par un jeu alterné de batteries, aux réactions alternantes des groupes synergiques de myofibrilles.

Elle représente donc une formation très spéciale, sur laquelle l'attention des Pathologistes n'a guère été attirée jusqu'ici, et dont les lésions pourraient conditionner certains troubles nerveux, dont l'origine reste obscure.

CONCLUSIONS

Au terme de cette étude, nous résumerons ainsi nos conclusions :

I. NATURE DE LA SOLE

a) Elle n'est certainement pas une dépendance sarco-plasmique.

b) Elle est très probablement une dépendance névrogli-que.

Ces deux conclusions justifient :

a) Les dénominations de « *téloplasmé* » et de « *télo-some* » que nous avons proposées pour désigner désormais la sole et son chondriome. Ces noms individualisent leur objet et en indiquent la parenté avec la formation nerveuse terminale.

b) La définition que nous avons donnée de la plaque motrice au début de ce travail. La plaque motrice est bien une édification nerveuse et non une simple zone musculaire de réception pour la terminaison du nerf.

2. FONCTIONS DE LA SOLE

Elles paraissent liées, en partie du moins, à l'activité mitochondriale, dont nous avons entrevu les manifestations suivantes :

a) Les variations morphologiques, en connexion avec celles des sarcosomes et des disques anisotropes.

b) L'alternance fonctionnelle.

c) La liaison de cette alternance avec une alternance concordante des réactions myofibrillaires.

BIBLIOGRAPHIE

- BOEKE. — Beiträge zur Kenntnis der motorischen Nervenendigungen. — I und II Intern. Monatsschr. f. Anat. u. Physiol., 28 Bd. 1911.
- Studien zur Nervenregeneration. I und II. Verhandl. d. Kön. Akad. v. Wetensch. te Amsterdam. Deel 18 u. 19. — 1916, 1917.
- Nervenregeneration und verwandte Innervationsprobleme. Ergebnisse d. Physiol. 19. Bd. 1921.
- On the Regeneration of sensitive Endcorpuscles after section of the nerve. Proceedings. R. Acad. of Science, Amsterdam. Vol. 25, 1922.
- The innervation of striped muscle fibres and Langley's Receptive substance. Brain. Vol. 44. 1921.
- Noch einmal das periterminalē Netzwerk, die Struktur der motorischen Endplatte und die Bedeutung der Neurofibrilla.
Zeitsch. f. Mikr. anat. Forsch. VII ; 95 ; 1926.
- BOEKE. — Die Beziehungen der Nervenfasern zu den Bindegewebszellen und Tastzellen. Das periterminale Netzwerk der motorischen und sensiblen Nervenendigungen usw. Zeitsch. f. Mikr. anat. Forsch. Bd. 4 ; Heft 3/4 ; S. 448-509.
- BOEKE et NOEL. — Sur la cytologie des plaques motrices dans les muscles de la langue chez le chat. *C. R. Biol.* XCII ; 263 ; 1925.
- BOEKE et NOEL. — Recherches cytologiques sur la sole protoplasmique de la plaque motrice chez les Vertébrés., XX^e Congrès des Anatomistes., Turin, 1925.

CAJAL. — Quelques remarques sur les plaques motrices de la langue des Mammifères. *Trabajos del Lab. Biol. de Madrid*, Tome XXIII ; fasc. 3 ; 245-254.

COLLIN. — Les mitochondries de la cellule névroglique ... *C. R. Ass. Anat.*, Lausanne, 178 ; 1913.

— Sur les mitochondries extra neurales dans l'écorce cérébrale irritée. *C. R. Soc. Biol.*, Nancy ; LXXVI ; 591 ; mars 1914.

HERINGA. G. C. — The anatomical Basis of nerve conduction. *Psych. u. Neurol. Bl.*, 1923.

IWANAGA. — Studien über die motorischen Nervenendigungen. I. Ihre Histogenese. Mittel. über allg. Pathol. und pathol. Anat. Sendai, Japan. Bd. 2., Heft 2 ; 1925.

LANGLEY. — On nerve endings and on special excitable substances in cells. (Croonian Lecture). — *Proceedings Royal Society B*. Vol. 78 ; 1906.

LAWRENTJEW. — Über das Chondriom der Grandry'schen Körperchen. *Zeitsch. f. Mikr. anat. Forsch.* VI. Bd. 2 Heft. 241 ; 1926.

NOËL. — La structure de la substance protoplasmique dans les plaques motrices des Vertébrés. *Bull. Hist. Appl.*, II 4 ; 124-133 ; Avril 1925.

— Cloisonnement dans la sole protoplasmique de la plaque motrice chez le chat., *C. R. Biol.*, XCIII ; 1315 ; 1925.

— Sur les noyaux rencontrés dans les fibres musculaires striées de la langue du chat., *C. R. Biol.*, XCIV ; 66 ; 1925.

— A propos des cellules dites « Interstitielles » décrites par Thulin dans certains muscles., *Bull. Hist. Appl.*, III ; 1 ; 1926.

— Sur un dispositif vasculaire spécial observé au niveau des plaques motrices., *Bull. Hist. Appl.*, III ; 33 ; 1926.

— Quelques données récentes sur la structure de la sole protoplasmique de la plaque motrice. *Soc. Méd. Hop.*, Lyon, 8 mars 1927.

- DEL RIO HORTEGA. — La Plaque motrice. Société de Biologie.
Compte-rendu de la Réunion plénière ; 2 avril 1925.
- NAGEOTTE. — L'organisation de la matière dans ses rapports
avec la vie., 1922.
- RANVIER. — Traité technique d'Histologie.
- RENAUT. — Traité d'Histologie pratique.
- ROUGET. — Note sur la terminaison des nerfs-moteurs dans les
muscles, chez les Reptiles, les Oiseaux et les Mammifé-
res. Comptes-rendus de l'Académie des Sciences, 28 sept.
1862.
- PRENANT. — Traité d'Histologie.
Problèmes cytologiques généraux soulevés par l'étude
des cellules musculaires. *J. Anat. et Phys.*, XLVII ; 1911-
12.
- TELLO. — Dégénération et régénération des plaques motrices
après la section des nerfs. *Trabajos del Lab. de Madrid*.
Tome 5 ; 1902.
- SAMALJOFF. — *Pflüger's Archiv*. CCIV ; 691.

VU : le Doyen,
J. LÉPINE.

Le Président de la Thèse,
A. POLICARD.

Vu et permis d'imprimer
Lyon le 26 mars 1927

Le Recteur, Président du Conseil de l'Université,
J. GHEUSI

